

## ELS CANVIS ATMOSFÈRICS COM A RECURSOS I MODULADORS DE LA VIDA

JOSEP PEÑUELAS

*Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (CREAF), Facultat de Ciències,  
Universitat Autònoma. 08193 Bellaterra.*

Adreça de contacte: Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (CREAF), fax núm.  
581 13 12.

Universitat Catalana d'Estiu, Prada de Conflent, agost de 1993

### RESUM

Els canvis atmosfèrics produïts per l'activitat humana sembla que tenen importants efectes sobre la vegetació, i per tant sobre la vida al nostre planeta. Aquí s'estudia la qüestió des del punt de vista de la disponibilitat i la utilització de recursos requerits i consumits durant el creixement vegetal. Les plantes actuals ja presenten diferències anatòmiques i fisiològiques respecte a les de fa uns decennis. Per estudiar el «Canvi Global» es disposa de la teledetecció, tecnologia en contínua evolució.

### SUMMARY

Atmospheric changes produced by human activities seem to have significant effects on vegetation and life on our planet. I present the subject viewed as a question of resource availability and use during plant growth. Present plants show anatomical and physiological changes with respect plants from last decades and centuries. Remote sensing appears as a very useful tool for the study of the «Global Change». It is continuously improving.

## INTRODUCCIÓ

L'activitat d'una humanitat que creix exponencialment tant en nombre d'individus com en l'ús d'energia exosomàtica està produint canvis substancials en la composició de l'atmosfera. Aquests canvis atmosfèrics tenen importants efectes sobre una àmplia varietat de processos biosfèrics en un rang ampli d'escales temporals i espacials (Mooney *et al.*, 1987). Entre aquests canvis atmosfèrics, en destaquen uns de caràcter global: els augments de  $\text{CO}_2$  i de  $\text{CH}_4$  (Bazzaz, 1990; Eamus i Jarvis, 1989; Jarvis i Dewar, 1992; Mooney *et al.*, 1991), de la radiació UV-B (Caldwell *et al.*, 1989) i de la temperatura (Melillo *et al.*, 1990), i altres de locals i regionals: la precipitació àcida (Schulze, 1989), la deposició de nutrients (Aber *et al.*, 1991; Morris, 1991), l'ozó troposfèric (Ashmore i Bell, 1991), i el diòxid de sofre (Winner i Mooney, 1985).

D'aquests darrers canvis locals, en tenim també constància a les nostres contrades, on les centrals tèrmiques de Cercs o d'Andorra de Terol emeten o han emès  $\text{SO}_2$  com a conseqüència de la combustió de carbó de mala qualitat, ric en sofre. El continu augment del nombre de sensors d'ozó instal·lats a les nostres comarques ha permès també de constatar que aquest gas és en concentracions fitotòxiques a força indrets, especialment a la primavera i començament d'estiu. A la costa el seu efecte és més marcat per l'obertura estomàtica associada a la major humitat ambiental (Peñuelas *et al.*, 1994).

Els efectes directes i indirectes de tots aquests canvis atmosfèrics sobre la vegetació poden ser analitzats segons els efectes en la disponibilitat i la utilització de recursos requerits i consumits durant el creixement. Els recursos necessaris per les plantes són  $\text{CO}_2$ , llum, aigua, nutrients minerals i oxigen. Altres canvis atmosfèrics es constitueixen en moduladors que actuen sobre les

taxes d'adquisició i utilització d'aquests recursos. Aquests moduladors o no són consumits durant el creixement (p. e. temperatura) o no són requerits (p. e. UV-B, ozó,  $\text{SO}_2$ ).

L'àmplia escala de màxim creixement potencial dels diferents vegetals en funció de la disponibilitat de recursos (Chapin, 1980) es manifesta en molts processos, incloent-hi la capacitat fotosintètica (Schulze i Chapin, 1987), la d'absorció de nutrients (Chapin *et al.*, 1986), el contingut tissular de nutrients (Chapin, 1980) i la longevitat dels teixits (Reich *et al.*, 1992).

## RESPOSTA DELS ORGANISMES ALS CANVIS ATMOSFÈRICS

Les respostes dels organismes a aquests factors atmosfèrics descansen en un continu que va des de les respostes bioquímiques immediates als canvis en la composició genètica de les poblacions o de les espècies presents. Sigui dintre d'una mateixa espècie o en un rang d'espècies i formes de creixement, les variacions en la biomassa i en l'assignació de nutrients constitueixen els mecanismes centrals de regulació vegetal del balanç de recursos (Agren i Ingstad, 1987; Brouwer, 1962; Ingstad i Agren, 1982; Mooney i Chiarello, 1984; Tilman, 1988), disminueixen les pèrdues provocades pels herbívors (Coley *et al.*, 1985) i gestionen la inversió en reproducció (Bazzaz *et al.*, 1987).

Les plantes han evolucionat ràpidament front a factors ambientals com la contaminació per metalls (Antonovics *et al.*, 1971), però la rapidesa d'alguns dels canvis previstos en aquests factors atmosfèrics pot fer que el canvi evolutiu vagi desfasat darrera altres mecanismes de resposta, especialment pel que fa a organismes amb temps llargs de generació. Durant els canvis passats del clima, les plantes han tendit a respondre per

migració més fortament que per evolució.

## Intercanvi gasós

### *Efectes del CO<sub>2</sub>*

Els efectes a curt termini de l'augment de CO<sub>2</sub> o del de la temperatura sobre les taxes de fotosíntesi i de transpiració són de fàcil estudi experimental. Ara bé, aquests estudis experimentals no és segur que siguin útils per a predir les respostes dels ecosistemes als factors atmosfèrics (Bazzaz, 1990; Mooney *et al.*, 1991).

El CO<sub>2</sub> té tres grans efectes directes a curt termini: incrementa la fotosíntesi en les plantes C<sub>3</sub> (Strain i Cure, 1985; Bazzaz, 1990; Long, 1991; Stitt, 1991; Mooney *et al.*, 1991), disminueix la conductància estomàtica i tendeix a disminuir la transpiració en espècies C<sub>3</sub> i C<sub>4</sub> (Eamus, 1991; Peñuelas i Matamala, 1990), i disminueix la respiració mitocondrial (Bunce, 1990; Peñuelas *et al.*, 1994c).

La disminució de la conductància estomàtica en resposta al CO<sub>2</sub> elevat sacrifica l'absorció del mateix CO<sub>2</sub>, un recurs relativament abundant, però conserva aigua, un recurs que esdevé relativament menys disponible a mesura que el carboni n'esdevé més de disponible (Peñuelas i Azcón-Bieto, 1992).

### *Efectes dels moduladors*

L'òptim de temperatura per la fotosíntesi tendeix a anar en paral·lel a la temperatura ambient local, encara que la temperatura òptima és 5-10 °C per sobre l'ambiental als indrets extremadament freds i 5-10 °C per sota de l'ambient als llocs extremament calents (Berry i Bjorkman, 1980). Per a la fotosíntesi, la respiració i la transpiració, els efectes d'una temperatura alterada en la duració del període de creixement poden

ser tan importants com els impactes instantanis (Adams *et al.*, 1990).

Els contaminants atmosfèrics poden tenir efectes directes sobre la fotosíntesi i la conductància estomàtica (Miller, 1989). L'ozó que hi ha a les àrees urbanitzades generalment redueix la fotosíntesi (Reich i Amundson, 1985; Lucas i Peñuelas, 1990) i el SO<sub>2</sub> ho fa en algunes espècies (Miller, 1989). Els efectes de la precipitació àcida sembla que impliquen dos mecanismes: canvis en la disponibilitat de nutrients al sòl (Schulze *et al.*, 1988) i disminució dels nutrients foliaris com a conseqüència de la pèrdua per lixiviació (Meyer *et al.*, 1988; Oren *et al.*, 1988; Schulze, 1989). Encara que als hivernacles i al laboratori la fotosíntesi és reduïda per la radiació UV-B, hi ha pocs estudis que hagin mostrat efectes sobre la fotosíntesi o el creixement en condicions de camp, cosa que pot reflectir una major variabilitat genètica en els assaigs de camp o una inducció de la protecció contra el dany per UV-B per l'exposició a radiació solar alta (Caldwell *et al.*, 1989). Les plantes de muntanya semblen més resistents (Barnes *et al.*, 1987; Caldwell *et al.*, 1982).

## Creixement

El potencial de resposta del creixement vegetal als factors atmosfèrics és petit en les plantes d'ambients pobres en recursos. Només es pot incrementar per canvis en la composició específica (Chapin *et al.*, 1986). En canvi, les plantes d'ambients rics en recursos generalment tenen RGR<sub>màx</sub> (màxima taxa de creixement relatiu) més grans i responen més fortament a l'addició de N o aigua en termes de fotosíntesi i creixement (Schulze i Chapin, 1987).

En general, l'impacte dels canvis atmosfèrics sobre el creixement de la planta depèn del potencial de RGR, de l'impacte dels can-



vis atmosfèrics sobre la disponibilitat de recursos o sobre l'eficiència en el seu ús, i de la disponibilitat d'altres recursos potencialment limitants. Les respostes del creixement haurien de ser grans només quan els canvis atmosfèrics incrementen la disponibilitat o eficiència d'ús d'un recurs limitat, els altres recursos no són fortament limitats, i les plantes no estan creixent al màxim.

Els moduladors afecten el creixement principalment a través dels canvis en el guany i pèrdua de recursos.

### Composició química dels teixits

El creixement màxim requereix un balanç òptim de les reserves internes de carboni i diversos nutrients (Chapin *et al.*, 1987; Ingestad, 1982). Quan els canvis atmosfèrics alteren la disponibilitat de recursos o l'eficiència d'ús, els recursos no limitants tendeixen a acumular-se, alterant la química tissular (Chapin *et al.*, 1990). L'alt contingut en carbohidrats associat amb una alta proporció C/N sovint promou la síntesi de metabòlits secundaris de carboni sense nitrogen com la lignina, els terpens i els tanins condensats (Peñuelas *et al.*, 1992a). De totes maneres els pocs estudis realitzats fins ara a alt CO<sub>2</sub> no són consistents amb aquesta predicció (Bazzaz, 1990; Estiarte *et al.*, 1994).

Els canvis en l'assignació dels recursos constitueixen el major mecanisme pel qual les plantes compensen els canvis en el subministrament de recursos. Les plantes normalment responen a un balanç alterat de recursos tot incrementant l'assignació als òrgans que adquireixen els recursos més fortament limitants (Bloom *et al.*, 1985; Wilson, 1988; Peñuelas *et al.*, 1992a). Així, els increments en els recursos «de sobre terra» –llum (Mooney, 1972) i algunes vegades CO<sub>2</sub> (Farrar i Williams, 1991; Hunt *et al.*, 1991)– causen increments en la proporció de

la biomassa assignada a arrels, mentre que els increments en els recursos «de sota terra» (aigua i nutrients) porten a l'increment d'assignació a les parts aèries (Davidson, 1969; Ingestad i Agren, 1991; Mooney, 1972; Peñuelas *et al.*, 1992a).

Els efectes dels canvis atmosfèrics sobre les pautes d'absorció de nutrients i del seu ús també poden ser predits pels canvis en el balanç carboni/nutrients. Els factors que augmenten el creixement incrementen la demanda de nutrients, i duen a l'increment en l'absorció a través de dos mecanismes: increment de la proporció arrel/tija i increment en la capacitat d'absorció per unitat d'arrel (Clarkson i Hanson, 1980). Per això, l'absorció s'incrementa a alt CO<sub>2</sub> i a les temperatures més favorables encara que disminueixi la concentració tissular de nitrogen (Bazzaz, 1990). De manera similar, la disminució en el creixement de les plantes mediada per la sequera, l'ozó, i els contaminants redueix l'absorció de nutrients (Chapin, 1991).

Les pèrdues de material vegetal per l'acció dels herbívors sovint s'incrementen amb la millora del *status* nitrogenat (Mattson, 1980). De totes maneres, sembla que el consum de teixit pels herbívors s'incrementa, almenys en alguns insectes alimentats amb fulles amb alta proporció C/N per haver crescut a alt CO<sub>2</sub> (Fajer, 1989; Lincoln i Couvet, 1989). Els nostres resultats no sembla, però, que constatin aquest increment de consum (Estiarte *et al.*, 1994). Caldrà seguir estudiant la qüestió en les condicions més diverses possible.

### LES RESPOSTES DELS ECOSISTEMES

Les respostes dels ecosistemes a un balanç alterat de recursos causat pels canvis atmosfèrics són sovint constrenyides pels recursos limitants. La tendència dels ecosis-

temes a amplificar la deficiència nutricional o el seu excés a través de retroalimentacions de la química tissular sobre la descomposició i la disponibilitat de nutrients pot exagerar la manca de balanç carboni-nitrogen. Quan els nutrients són limitants, els canvis atmosfèrics que incrementen la disponibilitat de carboni tendeixen a disminuir encara més la disponibilitat de nutrients a través de la retroalimentació. Tot això probablement fa que els ecosistemes naturals presentin respostes menors a l'increment de  $\text{CO}_2$  que els ecosistemes agrícoles o les plantes en ambients controlats.

La retroalimentació efectuada per la descomposició també amplifica l'efecte dels canvis atmosfèrics que incrementen directament la disponibilitat de nutrients com la deposició de nitrogen (Field *et al.*, 1992).

Els processos dels ecosistemes i de les plantes proporcionen poca capacitat de tamponament contra els canvis atmosfèrics que tendeixen a disminuir la producció primària. La retroalimentació efectuada per la composició química tissular i per la descomposició, i la tendència dels ecosistemes a perdre nutrients i aigua, encara afebleixen més la capacitat de tamponament. Aquests mecanismes incrementen la probabilitat de disminució de la producció primària en ecosistemes impactats per contaminants, radiació UV-B i pèrdua de sols.

No cal oblidar però, que la majoria dels ecosistemes són exposats tant als canvis atmosfèrics com a l'increment constant de la utilització humana. La predicció acurada de les respostes futures dels ecosistemes als canvis atmosfèrics necessitarà tenir presents aquests impactes de l'ús de la terra pels humans.

## RESPUESTES ACTUALES DE LAS PLANTAS

Els estudis relatius a aquests temes dels canvis atmosfèrics i als seus efectes sobre la vida solen preocupar-se per predir que passarà en els propers decennis, sobretot com a conseqüència de l'augment de  $\text{CO}_2$ . El nostre grup d'investigació s'ha preguntat, a més, quelcom que ens sembla tan o més interessant: què passa ja ara en comparació amb els anys anteriors quan la concentració de  $\text{CO}_2$  atmosfèric era menor? Per això, hem estudiat material d'herbari recol·lectat des de mitjan segle XVIII fins ara, i hem trobat canvis significatius en l'anatomia i bioquímica, que coincideixen amb els canvis esmentats trobats en els experiments realitzats al laboratori i a les cambres de condicions controlades. Si es confirmessin, ens indicarien que la vegetació actual és i funciona una mica diferent de fa uns decennis i, per tant, que la vida dels altres organismes, herbívors, carnívors i descomponedors, podria ser també una mica diferent. Les plantes d'ara sembla que tenen menys estomes, menys conductància estomàtica i més assimilació (menor discriminació isotòpica del C 13), i menys concentració tissular de nitrogen i dels altres elements (Peñuelas i Matamala, 1990; Peñuelas i Azcón-Bieto, 1992; Peñuelas i Matamala, 1993c). Aquestes característiques ens indiquen dos canvis fonamentals: per una banda, una major eficiència en l'ús de l'aigua, i per l'altra, disminucions en el valor nutritiu i en la digestibilitat i descomponibilitat dels teixits vegetals. Per tant, els canvis poden ser de gran transcendència ecològica.



## LA TELEDETECCIÓ, EINA PER A L'ESTUDI DEL CANVI GLOBAL

Per l'estudi de tots aquests canvis tant en plantes com en comunitats vegetals o en la mateixa biosfera, aquests darrers anys s'està generalitzant l'ús d'una nova eina molt útil: la teledetecció.

La teledetecció es basa en l'estudi de la reflectància de les superfícies terrestres i dels seus objectes. Al llarg de l'espectre electromagnètic, en les zones de l'espectre visible i de l'infraroig proper, la radiació reflectida per les plantes és ben característica i particular. Es reflecteixen molt poc en l'espectre visible, puix absorbeixen aquesta radiació per dur a terme la fotosíntesi i, en canvi, es reflecteixen molt en l'infraroig proper tot eliminant calor. Aquest contrast tan marcat no es dona en el sòl o les roques per exemple, la qual cosa permet de discernir quina quantitat de planta hi ha al camp de visió de l'espectroradiòmetre (Peñuelas *et al.*, 1993a). El que es pretén ara és trobar indicadors no només de la biomassa vegetal sinó també del funcionament d'aquesta, i per això, es treballa amb molta més sensibilitat, en bandes molt fines, de nanòmetres, en les zones d'absorció dels pigments fotosintètics (Filella i Peñuelas, 1994; Peñuelas *et al.*, 1993) i dels pigments protectors (Gamon *et al.*, 1990; Gamon *et al.*, 1992), i en la zona d'absorció de l'aigua a 950-970 nm (Peñuelas *et al.*, 1993b) per tal de trobar índexs d'estrès. També s'empren models de la reflectància per a després poder-los invertir en la recerca de paràmetres biològics detectables per teledetecció (Jacquemoud i Baret, 1990), i es duen a terme anàlisis espectroscòpiques, multivariants, etc., per a extreure la màxima informació possible dels espectres de reflectància de la vegetació.

Amb aquesta eina i les millores que la recerca està generant és probable que els propers decennis tinguem molt més clar

quins són els efectes d'aquests importants canvis atmosfèrics que ara ens ocupen i preocupen.

## BIBLIOGRAFIA

- ABER, J. D.; J. M. MELILLO; K. J. NADELHOFFER; J. PASTOR; R. D. BOONE (1991). «Factors controlling nitrogen cycling and nitrogen saturation in northern temperature forest ecosystems». *Ecol. Appl.*, núm. 1, pàg. 303-315.
- ADAMS, R. M.; C. ROSENZWEIG; R. M. PEART; J. T. RITCHIE; B. A. MCCARL [*et al.*] (1990). «Global climate change and US agriculture». *Nature*, núm. 345, pàg. 219-224.
- AGREN, G. I.; T. INGESTAD (1987). «Root: shoot ratio as a balance between nitrogen productivity and photosynthesis». *Plant Cell Environ.*, núm. 10, pàg. 579-586.
- ANTONOVICS, J.; A. D. BRADSHAW; R. G. TURNER (1971). «Heavy metal tolerance in plants». *Adv. Ecol. Res.*, núm. 7, pàg. 1-85.
- ASHMORE, M. R.; J. N. B. BELL (1991). «The role of ozone in global change». *Ann. Bot.*, núm. 67 (supl. 1), pàg. 39-48.
- BARNES, P. W.; S. D. FLINT; M. M. CALDWELL (1987). «Photosynthesis damage and protective pigments in plants from a latitudinal arctic/alpine gradient exposed to supplemental UV-B radiation in the field». *Arctic Alp. Res.*, núm. 19, pàg. 21-27.
- BAZZAZ, F. A. (1990). «The response of natural ecosystems to the rising global CO<sub>2</sub> levels». *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 21, pàg. 167-196.
- BAZZAZ, F. A.; N. R. CHIARIELLO; P. D. COLEY; L. F. PITELKA (1987). «Allocation resources to reproduction and defense». *BioScience*, núm. 37, pàg. 58-68.
- BERRY, J.; O. BJÖRKMAN (1980). «Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants». *Annu. Rev. Plant Physiol.*, núm. 31, pàg. 491-543.
- BLOOM, A. J.; F. S. III CHAPIN; H. A. MOONEY (1985). «Resource limitation in plants-an economic analogy». *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 16, pàg. 363-392.
- BROUWER, R. (1962). «Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant». *Neth. J. Agric. Sci.*, núm. 10, pàg. 399-408.
- BUNCE, J. A. (1990). «Short- and long-term inhibition of respiratory carbon dioxide efflux by elevated carbon dioxide». *Ann. Bot.*, núm. 65, pàg. 637-642.
- CALDWELL, M. M.; R. ROBBERTCHT; R. S. NOWAK (1982). «Differential photosynthetic inhibition by ultraviolet radiation in species from the arctic/alpine life zone». *Arctic Alp. Res.*, núm. 14, pàg. 195-202.

- CALDWELL, M. M.; A. H. TERAMURA; M. TEVGINI (1989). «The changing solar ultraviolet climate and the ecological consequences for higher plants». *TREE*, núm. 4, pàg. 363-367.
- CHAPIN, F. S. III (1980). «The mineral nutrition of wild plants». *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 11, pàg. 233-260.
- (1991). «Integrated responses of plants to stress». *BioScience*, núm. 41, pàg. 29-36.
- CHAPIN, F. S. III; A. J. BLOOM; C. B. FIELD; R. H. WARING (1987). «Plant responses to multiple environmental factors». *BioScience*, núm. 37 (1), pàg. 49-57.
- CHAPIN, F. S. III; E. D. SCHULZE; H. A. MOONEY (1990). «The ecology and economics of storage in plants». *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 21, pàg. 423-448.
- CHAPIN, F. S. III; P. M. VITOUSEK; K. VAN CLEVE (1986). «The nature of nutrient limitation in plant communities». *Am. Nat.*, núm. 127, pàg. 48-58.
- CLARKSON, D. T.; J. B. HANSON (1980). «The mineral nutrition of higher plants». *Annu. Rev. Plant Physiol.*, núm. 31, pàg. 239-298.
- COLEY, P. D.; J. P. BRYANT; F. S. III CHAPIN (1985). «Resource availability and plant anti-herbivore defense». *Science*, núm. 230, pàg. 895-899.
- DAVIDSON, R. L. (1969). «Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover». *Ann. Bot.*, núm. 67, pàg. 1007-1010.
- EAMUS, D. (1991). «The interaction of rising CO<sub>2</sub> and temperatures with water use efficiency: Commissioned review». *Plant Cell Environ.*, núm. 14, pàg. 843-852.
- EAMUS, D.; P. G. JARVIS (1989). «The direct effects of increase in the global atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on natural and commercial temperature trees and forests». *Adv. Ecol. Res.*, núm. 19, pàg. 1-55.
- ESTIARTE, M.; B. KIMBALL; J. PEÑUELAS (1994). «Phenolic compounds in plants from CO<sub>2</sub> enriched atmospheres of FACE and open top chambers». *Ecology*. [En premsa].
- FAJER, E. D. (1989). «The effects of enriched CO<sub>2</sub> on plant-insect herbivore interactions: growth responses of larvae of the specialist butterfly *Junonia coenia* (Lepidoptera: Nymphalidae)». *Oecologia*, núm. 81, pàg. 514-520.
- FARRAR, J. F.; M. L. WILLIAMS (1991). «The effects of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning, source-sink relations and respiration: commissioned review». *Plant Cell Environ.*, núm. 14, pàg. 819-830.
- FIELD, C.; F. S. CHAPIN; P. MATSON; H. A. MOONEY (1992). «Responses of terrestrial ecosystems to the changing atmosphere». *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 23, pàg. 201-235.
- FIELD, C. B.; J. A. GAMON; J. PEÑUELAS (1993). «Remote sensing of photosynthesis. Ecophysiology of photosynthesis». *Ecological Studies* 100. [En premsa].
- FILELLA, I.; J. PEÑUELAS (1994). «The red edge position and shape as indicators of plant chlorophyll content and biomass». *Intern. Journal of Remote Sensing*. [En premsa].
- GAMON, J.; C. FIELD; O. BJORKMAN; A. FREEDEN; J. PEÑUELAS (1990). «Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies». *Oecologia*, núm. 85, pàg. 1-7.
- GAMON, J. A.; C. B. FIELD; J. PEÑUELAS (1992). «A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency». *Remote Sensing of the Environment*, núm. 41, pàg. 35-44.
- GAMON, J. A.; I. FILELLA; J. PEÑUELAS (1992). «The 531 nm reflectance as an indicator of plant epoxidation state». *Ecophysiology of photosynthesis* [En premsa].
- HUNT, R.; D. W. HAND; M. A. HANNAH; A. M. NEAL (1991). «Response to CO<sub>2</sub> enrichment in 27 herbaceous species». *Funct. Ecol.*, núm. 5, pàg. 410-421.
- INGESTAD, T. (1982). «Relative addition rate and external concentration: driving variables used in plant nutrition research». *Plant Cell Environ.*, núm. 5, pàg. 443-453.
- INGESTAD, T.; G. I. AGREN (1991). «The influence of plant nutrition on biomass allocation». *Ecol. Appl.*, núm. 2 (1), pàg. 168-174.
- LINCOLN, D. E.; D. COUVET (1989). «The effect of carbon supply on allocation to allelochemicals and caterpillar consumption of peppermint». *Oecologia*, núm. 78, pàg. 112-114.
- LONG, S. P. (1991). «Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations: Has its importance been underestimated? Opinion». *Plant Cell Environ.*, núm. 14, pàg. 729-740.
- LUCAS, P. W.; J. PEÑUELAS (1990). «The effects of ozone exposure and growth temperature on the development of winter injury in sitka spruce seedlings». *Environmental Research with plants in closed chambers*. CEC Conference, Munic 1989, pàg. 381-395.
- MATTSON, W. J. (1980). «Herbivory in relation to plant nitrogen content». *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 11, pàg. 119-161.
- MEYER, J.; B. U. SCHNEIDER; K. S. WERK; R. OREN; E. SCHULZE (1988). «Performance of two *Picea abies* (L.) Karst stands at different stages of decline. V. Root tip and ectomycorrhiza development and their relationship to above ground and soil nutrients». *Oecologia*, núm. 77, pàg. 7-13.
- MILLER, J. E. (1989). «Effects on photosynthesis, carbon allocation, a plant growth associated with air



- pollutant stress». A: Heck, W. W.; Taylor, O. C.; Tingey, D. T. *Assessment of Crop Loss from Air Pollutants*. London: Elsevier Appl. Sci. 552 p., pàg. 287-314.
- MOONEY, H. A. (1972). «The carbon balance of plants». *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 3, pàg. 315-346.
- MOONEY, H. A.; N. R. CHIARIELLO (1985). «The study of plant function: The plant as a balanced system». A: Dirzo, R.; Sarukhán, J. *Perspectives on Plant Population Biology*. Sunderland, Mass. Sinauer. pàg. 305-323.
- MOONEY, H. A.; B. G. DRAKE; R. J. LUXMOORE; W. C. OECHEL; L. F. PITELKA (1991). «Predicting ecosystem responses to elevated CO<sub>2</sub> concentrations». *Bio-Science*, núm. 41, pàg. 96-104.
- MOONEY, H. A.; P. M. VITOUSEK; P. A. MATSON (1987). «Exchange of materials between terrestrial ecosystems and the atmosphere». *Science*, núm. 238, pàg. 926-932.
- MORRIS, J. T. (1991). «Effects of nitrogen loading on wetland ecosystems with particular reference to atmospheric deposition». *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 22, pàg. 257-280.
- OREN, R.; E. D. SCHULZE; K. S. WERK; J. MEYER (1988). «Performance of two *Picea abies* (L.) Karst stands at different stages of decline. VII Nutrient relations and growth». *Oecologia*, núm. 77, pàg. 163-173.
- PEÑUELAS, J.; J. AZCÓN-BIETO (1992b). «Changes in D<sup>13</sup>C of herbarium plant species during the last 3 centuries of CO<sub>2</sub> increase». *Plant Cell and Environment*, núm. 15, pàg. 485-489.
- PEÑUELAS, J.; C. BIEL; M. ESTIARTE (1994c). «Detrimental effects of unregulated high CO<sub>2</sub> on beans and peppers». *Scientia Horticulturae*. [En premsa].
- PEÑUELAS, J.; C. BIEL; M. ESTIARTE; I. FILELLA; R. MATAMALA; L. SERRANO; R. SAVÉ (1992a). «The effects of increased CO<sub>2</sub> levels interacting with different water and nitrogen availabilities on plant production and composition, their implications and their detection by remote sensing». A: Black, Jackson. *Interacting Stresses on plants in a changing climate*. NATO ASI series, Springer-Verlag. [En premsa].
- PEÑUELAS, J.; C. FIELD; K. GRIFFIN; J. GAMON (1993a). «Assessing community type, biomass, pigment composition and photosynthetic efficiency of aquatic plants». *Remote Sensing of the Environment*. [En premsa].
- PEÑUELAS, J.; I. FILELLA; F. BARET (1994a). «Retrieving Carotenoids chlorophyll a ratio by high resolution spectral reflectance 1. A semiempirical and statistical approach». *Remote Sensing of Environment*. [En premsa].
- PEÑUELAS, J.; I. FILELLA; B. SANCHEZ (1994b). «Spectroradiometrical differences of ozone fumigates Mediterranean plants». *Ecological applications*. [En premsa].
- PEÑUELAS, J.; I. FILELLA; L. SERRANO; C. BIEL; R. SAVÉ (1993b). «The reflectance at the 950-970 nm region as an indicator of plant water status». *International Journal of Remote Sensing*, núm. 14 (10), pàg. 1887-1905.
- PEÑUELAS, J.; J. GAMON; A. FREEDEN; J. MERINO; C. FIELD (1993c). «Spectral indices from leaf level reflectance of nutrient and water-stressed sunflower». *Remote Sensing of the Environment*. [En premsa].
- PEÑUELAS, J.; R. MATAMALA (1990). «C and N leaf content, stomata and specific leaf area response of vegetation to the increase in atmospheric CO<sub>2</sub> concentration during the last three centuries». *Journal of Experimental Botany*, núm. 41 (230), pàg. 1119-1124.
- PEÑUELAS, J.; R. MATAMALA (1993d). «Variations in the mineral composition of herbarium plant species collected during the last three centuries». *Journal of Experimental Botany*. [En premsa].
- REICH, P. B.; R. G. AMUNDSON (1985). «Ambient levels of ozone reduce net photosynthesis in tree and crop species». *Science*, núm. 230, pàg. 566-570.
- REICH, P. B.; M. B. WALTERS; D. S. ELLSWORTH (1992). «Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems». *Ecology*. [En premsa].
- ROBBERECHT, R.; M. M. CALDWELL (1980). «Leaf ultraviolet optical properties along a latitudinal gradient in the arctic-alpine life zone». *Ecology*, núm. 61, pàg. 612-619.
- SCHULZE, E. D. (1989). «Air Pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest». *Science*, núm. 244, pàg. 776-783.
- SCHULZE, E. D.; F. S. CHAPIN III (1987). «Plant specialization to environments of different resource availability». A: Schulze, E. D.; Zwolfer, H. *Potentials and Limitations in Ecosystem Analysis*. Berlin: Springer-Verlag. 435, p. pàg. 120-148.
- SCHULZE, E. D.; O. L. LANGE; R. OREN [ed.] (1988). *Air Pollution and Forest Decline: A Study of Spruce on Acid Soils*. Berlin: Springer-Verlag.
- STITT, M. (1991). «Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells: Commissioned review». *Plant Cell Environ.*, núm. 14, pàg. 741-762.
- STRAIN, B. R.; J. A. CURE [ed.] (1985). *Direct Effects of Increasing Carbon Dioxide on Vegetation*. Washington, DC: US Dept. Energy. 286 pp.
- TILMAN, D. (1988). *Plant Strategies and the Dynamics and Function of Plant Communities*, 26. Princeton: Princeton Univ. Press. 360.
- WILSON, J. B. (1988). «A review of evidence on the control of shoot: root ratio, in relation to models». *Ann. Bot.*, núm. 61, pàg. 433-449.
- WINNER, W. E.; H. A. MOONEY [ed.] (1985). *Sulfur Dioxide and Vegetation*. Stanford, Calif: Stanford Univ. Press. 597 p.